REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 60, nos 7 à 25 — Juillet 1953.

MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN BASEL DEN 7. UND 8. MÄRZ 1953

COMMUNICATIONS FAITES A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE, TENUE A BALE LES 7 ET 8 MARS 1953 [1]

No 7. **M. Eisentraut,** Stuttgart. — Der Winterschlaf, ein Problem der Wärmeregulation.

Mit dem Wort „Winterschlaf" verbinden wir einen bestimmten physiologischen Begriff. Winterschlaf ist nur der Lethargiezustand der Homoiothermen, während der winterliche Inaktivitätszustand der Poikilothermen eine Kälteerstarrung ist, für die wir die Bezeichnung „Winterstarre" gebrauchen.

Im Winterschlaf kommt es zu bemerkenswerten physiologischen Veränderungen. Die Körpertemperatur sinkt weitgehend ab. Mit dem Erkalten des Körpers geht eine Verminderung aller Lebensfunktionen einher, die in bestimmten Grenzen wie bei einem Wechselwarmen der van't Hoffschen Regel folgen. Es kommt zu einer weitgehenden Verlangsamung der Atem- und Herzfrequenz, zu einer Herabsetzung des Blutdruckes und der Blutzirkulation und zu einer Verminderung der Nervenfunktionen. Es erlischt die Grosshirntätigkeit, und die höheren Nervenfunktionen werden ausgeschaltet. Die Reizleitung in den peripheren Nerven wird zwar verlangsamt, bleibt jedoch bis zu einem gewissen Grade erhalten. Auch im tiefen Winterschlaf ist das Tier reaktionsfähig, eine sehr bemerkenswerte und bedeutungsvolle Erscheinung. Mit dem Sinken der Körpertemperatur geht naturgemäss der Stoffwechsel zurück und wird auf ein Minimum reduziert. Zur Erhaltung des kleinen Lebensfunken genügen die im Körper aufgespeicherten Fett-

[1] H. MISLIN, Basel: „Über neuartige Elektroden zum Ableiten von Aktionspotentialen mariner Tieren" wird in der „*Experientia*" unter *Pro Laboratorio* erscheinen.

F. BALTZER, C. HARDING und P. MEYER, Bern: „Über die Letalität und das Verhalten der Kerne beim Seiegelbastard *Psammechinus* ♀ × *Arbacia* ♂." wird in den „Pubblicazioni della Stazione di Napoli" publiziert.

SEP 23 195

vorräte. Ältere Autoren stellten einen auffallend niedrigen Respirationsquotienten fest und nahmen besondere Stoffwechselvorgänge während des Lethargiezustandes an. Neuere Untersuchungen, insbesondere von Kayser (1940), haben gezeigt, dass bei allen untersuchten Winterschläfern der R. Q. annähernd 0,7 beträgt, also dem R. Q. des Fettes entspricht. Das Tier braucht im Winter keine Nahrung von aussen aufzunehmen, und hierin besteht ja die eigentliche biologische Bedeutung des Winterschlafes.

In enger Beziehung zum Winterschlaf stehen Veränderungen innerer Organe, insbesondere der endokrinen Drüsen. Diese wurden in den letzten Jahrzehnten bei Winterschläfern häufig untersucht, wobei wichtige Ergebnisse zu Tage kamen, die jedoch noch manche Unklarheiten erkennen lassen. In Übereinstimmung mit Kayser (1940, 1950 *a*) kann als gesichert angenommen werden, dass diese Veränderungen einen bestimmten Jahreszyklus erkennen lassen: Es kommt zu einer Hypotrophie derjenigen Drüsen, die für die Wärmebildung und Wärmeregulation von Einfluss sind, insbesondere des Hypophysenvorderlappens, der Schilddrüse und der Nebennierenrinde, daneben auch der Geschlechtsdrüsen. Das Nebennierenmark zeigt ein wechselndes Bild, aber keine eigentliche Involution. Diese Drüse bleibt offenbar in einer gewissen Bereitschaft für eine Alarmreaktion, wie sie z. B. das plötzliche Erwachen aus dem Winterschlaf darstellt, bei dem es zu einer Ausschüttung von Adrenalin kommt. Bemerkenswert ist die von Suomalainen am Igel gemachte Feststellung, dass die Langerhans'schen Inseln des Pankreas im Winterschlaf eine Hypertrophie zeigen, was auf eine vermehrte Insulinsekretion hinweist: Insulin bewirkt als Antagonist des Adrenalins eine Verminderung des Stoffwechsels und ein Sinken des Blutzuckerspiegels.

Es will mir scheinen, dass bei der Beurteilung des Winterschlafes das Verhalten der Hormondrüsen bisweilen allzusehr in den Vordergrund gerückt wurde, während es sich teilweise vielleicht nur um Begleiterscheinungen des allgemein verminderten Stoffwechsels handelt. Es ist ja nicht nur der Winterschlaf, der im Jahreszyklus der betreffenden Tiere eine wichtige Erscheinung darstellt, sondern es gibt noch andere Vorgänge, vor allem die Fortpflanzung, die ihrerseits in engster Beziehung zum Hormonhaushalt steht. Zusammenfassend können wir wohl sagen, dass der Winterschlaf von einem harmonischen Zusammenspiel der endokrinen Drüsen be-

gleitet wird. Dieses versetzt den Winterschläfer in den Zustand der inneren Winterschlafbereitschaft, die als wichtiger endogener Faktor vorhanden sein muss, damit der Lethargiezustand eintreten kann. Dies kann aber nur geschehen bei Vorhandensein eines zweiten, und zwar exogenen Faktors, nämlich einer relativ niedrigen Umgebungstemperatur.

Ich habe einleitend, zur Charakterisierung des Winterschlafes, diese Dinge nur kurz gestreift, um mich nun allgemeinen Fragen zuzuwenden, die uns das Wesen des Winterschlafes und die besonderen Eigenschaften der Winterschläfer näherbringen sollen. Ich möchte mich dabei im wesentlichen auf die Erscheinungen beschränken, die m. E. den Kernpunkt des Problems darstellen, nämlich auf das Verhalten der Körpertemperatur während und ausserhalb des Winterschlafes. Es sind dies also Fragen, die die Wärmeregulation und den Wärmehaushalt betreffen. Wir wollen zunächst versuchen, einen Vergleich der Winterschläfer mit anderen Tieren vorzunehmen und den Winterschlaf gegen ähnliche Erscheinungen abzugrenzen.

Wie verhält sich ein Poikilothermer beim Sinken der Umgebungstemperatur ? Da er nicht fähig ist, eine gleichbleibende Körperwärme zu halten, sinkt diese gleichlaufend mit der Umgebungstemperatur ab und verlässt den optimalen Temperaturbereich. Damit kommt es zwangsläufig zu einer Verminderung der Lebensfunktionen und schliesslich zum Eintritt eines Erstarrungszustandes. Bei vielen Arten lässt sich der Körper bis zu einem bestimmten Punkt unter 0° unterkühlen. Wird dieser unterschritten, so kommt es zu dem bekannten Temperatursprung bis auf nahe 0°, dem dann ein Gefrieren der Körpersäfte und der Eintritt des Todes folgt.

Wird dagegen ein Warmblüter, und zwar ein Nichtwinterschläfer, kühler Umgebungstemperatur ausgesetzt, so kämpft er gegen die Abkühlung durch vermehrte Atmung, Steigerung des Stoffwechsels, vermehrte Bewegung und stärkeren Nahrungsverbrauch an. Er versucht also, die erhöhte Wärmeabgabe durch erhöhte Wärmeproduktion auszugleichen. Wenn jedoch die Kälteeinwirkung zu intensiv erfolgt und zu lange anhält, erlahmen schliesslich die Abwehrkräfte, und die Körpertemperatur sinkt ab. Es tritt ein Zustand der Hypothermie und der Erstarrung ein, der schliesslich irreversibel ist. Bei etwa 20° Körpertemperatur

kommt es zu einer Lähmung des Atemzentrums und beim Absinken auf etwa 10° zu einem Stillstand des Herzens: es tritt der Kältetod ein. Bezüglich der kritischen Stufe der Umgebungstemperatur, bei der ein Absinken der Körperwärme erfolgen kann, wie auch hinsichtlich der letalen Temperaturstufe bestehen individuelle und artliche Unterschiede. Die provozierte Hypothermie eines Nichtwinterschläfers zeigt äusserlich manche Ähnlichkeit mit dem Winterschlaf, hat aber innerlich nichts mit ihm zu tun.

Wir betrachten nun das Verhalten eines Winterschläfers in der gleichen Situation, und zwar zunächst eines solchen im Zustand der inneren Winterschlafbereitschaft. Auch er hält beim Sinken der Umgebungstemperatur zunächst seine Körperwärme konstant. Beim Erreichen einer kritischen Temperaturstufe, die bei den einzelnen Arten verschieden tief liegt, kommt es dann zu einem Umschalten der wärmeregulatorischen Einrichtungen: Die Körpertemperatur fällt ab und gleicht sich wie bei einem Poikilothermen der Umgebungstemperatur an: das Tier versinkt in die Winterschlaflethargie. Beim Erreichen einer unteren Grenze jedoch, die im allgemeinen nahe bei 0° liegt, setzt nun wieder eine Wärmeproduktion ein, die entweder gerade ausreicht, diese Minimaltemperatur zu halten, oder aber so intensiv sein kann, dass es zu einer völligen Erwärmung des Körpers und zum Erwachen aus der Lethargie kommt.

Bringen wir schliesslich einen Winterschläfer, der sich nicht im Zustand der Winterschlafbereitschaft befindet, also z. B. im Sommer, in kühle Umgebungstemperatur, so kommt es zu einer Hypothermie, wobei jedoch im Gegensatz zum Nichtwinterschläfer der Körper sich unbeschadet bis auf nahezu 0° abkühlen kann, wie schon Horvath vor über 70 Jahren in eingehenden Versuchen zeigen konnte. Dieser stellte ferner fest, dass auch dann der Winterschläfer fähig ist, von sich aus seine Körperwärme wieder bis zur Höhe der Wachtemperatur zu steigern, wozu ein Wechselwarmer niemals imstande ist.

In diesem Verhalten der Körpertemperatur sehen wir einen wichtigen Unterschied der Winterschläfer sowohl zu den Nichtwinterschläfern (Abkühlungsfähigkeit bis auf nahezu 0°) wie auch zu den Wechselwarmen (selbständige Erwärmung und Erwachen aus der Lethargie). Wenden wir hier einmal die gewöhnlich in ökologischem Sinne gebrauchten Begriffe „eurytherm“ und „steno-

therm" in physiologischem Sinne an, indem wir sie auf die Schwankungsmöglichkeit der Körpertemperatur beziehen, so können wir sagen: Während der Nichtwinterschläfer in physiologischem Sinne ein warm-stenothermes Tier ist, zeichnet sich der Winterschläfer durch eine physiologische oder konstitutionelle Eurythermie aus.

Die Minimaltemperatur liegt bei den Winterschläfern im allgemeinen zwischen 5 und 0°, doch können wir bei den einzelnen Arten gewisse Unterschiede erkennen. So beträgt z. B. bei *Cricetus cricetus* die Minimaltemperatur 4-5°, bei *Marmota monax* 3°; *Erinaceus europaeus* kann sich bis auf ca. 1,5°, *Muscardinus avellanarius* und *Glis glis* bis auf 1–0° abkülen. Nur bei Fledermäusen, die, wie noch näher auszuführen, eine gewisse Sonderstellung unter den Winterschläfern und Warmblütern überhaupt einnehmen, können Körpertemperaturen unter 0° auftreten, ohne dass eine Schädigung erfolgt, sie lassen sich also ähnlich wie viele Wechselwarme unterkühlen. Auch bei Fledermäusen kann ein Wiedereinschalten der Wärmeregulation bei Annäherung an die Minimaltemperatur erfolgen, doch sind sie im allgemeinen weniger kälteresistent als andere Winterschläfer und bei Umgebungstemperaturen unter ca. — 5° dem Kältetod preisgegeben.

Wie erwähnt, kommt es bei Annäherung an die Minimaltemperatur wieder zu einer gewissen Wärmeproduktion. Zweifellos wirkt dabei die Kälte als Reiz. Da das Tier auch noch in tiefer Lethargie reaktionsfähig bleibt, wird der Reiz weitergeleitet und führt zu einer Erregung des Atemzentrums, dementsprechend zu einer vermehrten Sauerstoffaufnahme. Kayser (1950 *b*) stellte u. a. beim Ziesel folgende Werte für den Sauerstoffverbrauch (pro kg/Stunde in cm^3) fest: bei 10° = 19,6, bei 5° = 19,7 und bei 2° = 38,9. Bei einer Temperatur von 5° ist also bereits kein Absinken des O_2-Verbrauchs mehr festzustellen und bei 2° sogar eine Verdoppelung.

Die günstigsten Umgebungstemperaturen für den Eintritt des Winterschlafes liegen im allgemeinen etwa zwischen 13 und 5°. Jedoch unterscheiden sich die einzelnen Winterschläferarten hinsichtlich dieser kritischen Temperaturstufe nicht unwesentlich. Sie beträgt z. B. für *Cricetus cricetus* etwa 9—10°; *Citellus citellus* wird dagegen mitunter schon bei 20° Umgebungstemperatur lethargisch (vergl. Tabelle 1).

Ein besonderes Verhalten finden wir bei Fledermäusen. Schon 1832 stellte HALL fest, dass bei ihnen auch im Sommer ein Absinken der Körpertemperatur eintreten kann. Diese Beobachtungen wurden von KOENINCK und MERZBACHER bestätigt, fanden aber wenig Beachtung. Eigene Untersuchungen (1932 *b*, 1934), die dann von BURBANK u. YOUNG ergänzt wurden, zeigten, dass bei Fledermäusen jedesmal, wenn sie sich zum Schlaf niederlassen, ein Temperaturabfall bis auf etwa die Höhe der Umgebungstemperatur, verbunden mit dem Eintritt einer Lethargie, eintreten kann. Im regelmässigen Tagesrhythmus wird diese „Tagesschlaflethargie" am Abend durch ein selbständiges Erwärmen des Körpers und Erwachen unterbrochen. Nach meinen Feststellungen an *Myotis myotis* findet bei Umgebungstemperaturen von über 28° kein Absinken der Körperwärme statt. Dies deckt sich mit älteren Beobachtungen von HARI, der bei Temperaturen über 28° einen erheblichen Anstieg des Stoffumsatzes, mithin eine erhöhte Wärmeproduktion feststellte. Weiterhin fand ich, dass bei Umgebungstemperaturen von ca. 10° abwärts der Tagesrhythmus erlischt und die Tagesschlaflethargie in einen Dauerzustand übergeht, den wir dann als Winterschlaf bezeichnen können. Auch bei tropischen Fledermäusen gibt es die Erscheinung des Absinkens der Körperwärme unter die untere Grenze der Wachtemperatur („wach" hier stets im Gegensatz zu „lethargisch"), also unter die Bewusstseinsschwelle. *Rhinolophus landeri* fand ich (1940) in einer Höhle in ca. 1 100 m Höhe am Kamerunberg am Tage bei Umgebungstemperaturen von ca. 20° teilweise in einer leichten Tagesschlaflethargie. Bei *Hipposideros caffra* trat nach Überführen in einen Kühlschrank schnell ein weitgehender Abfall der Körpertemperatur ein, und einige Exemplare von *Eptesicus tenuipinnis* zeigten in entsprechend kühler Umgebungstemperatur sogar die Erscheinung der Dauerlethargie, die durchaus dem Winterschlaf heimischer Arten entsprach. Nur zeigte sich gegenüber den heimischen Arten eine Verschiebung der Temperaturgrenzen insofern, als bei den untersuchten tropischen Arten die kritische Temperatur für den Eintritt der Lethargie nicht bei 28° sondern bei ca. 24—25° lag; ferner kann eine Dauerlethargie nicht erst bei 10°, sondern schon bei Temperaturen unter 20° eintreten.

All diese Beobachtungen zeigen, dass sich die Fledermäuse allgemein durch einen sehr primitiven Wärmehaushalt auszeichnen

(wobei sicherlich noch manche artlichen Unterschiede festzustellen sein werden). Auf Grund dieser recht deutlich hervortretenden Unterschiede zu anderen Warmblütern sagt KAYSER (1950 *a*): « La chauve-souris ne peut être classée parmi les mammifères homéothermes; été et hiver, elle se comporte en poikilotherme, ne devenant homéotherme que pour quelques heures le soir, au moment de son vol prédateur » (S. 106). Offenbar geht KAYSER in dieser Annahme aber zu weit. Eine Fledermaus braucht ja nicht unbedingt am Tage poikilotherm zu werden; ausserdem kann sie auch aus tiefer Lethargie ihre Wärmeproduktion steigern und wach werden, was ein Poikilothermer nicht vermag. Wir müssen demnach auch die Fledermäuse durchaus zu den Homoiothermen rechnen, wobei nur zu betonen ist, dass sie in der Reihe der niederen Warmblüter auf der untersten Entwicklungsstufe stehen. Die in Tab. 1 zusammengestellten Werte für die kritischen Temperaturstufen zeigen, dass sich die Fledermäuse in der aufsteigenden Reihe ohne weiteres den übrigen Winterschläfern anschliessen, zumal wenn man die tropischen Arten mitberücksichtigt.

TABELLE 1

Kritische Temperaturstufen für einige Winterschläferarten.

Cricetus cricetus	9–10°
Marmota monax	10–11°
Erinaceus europaeus	15–17°
Muscardinus avellanarius	15–16°
Glis glis	18°
Citellus citellus	20°
Citellus fulvus	22°
tropische Chiropteren	24–25°
heimische Chiropteren	28°

Ein Blick auf die Tabelle lässt erkennen, dass die kritischen Temperaturstufen, bei denen Winterschlaf eintreten kann, durchaus nicht bei allen Arten eine „winterliche“ Tiefe erreichen. Dies gibt Veranlassung auf den sogenannten Sommerschlaf bei Säugetieren einzugehen. HESSE schreibt im Anschluss an die Behandlung der Trockenstarre mancher Wechselwarmen über diese Erscheinung folgendes: „Auch bei den Säugern kommt Sommerschlaf vor, der ihnen hinweghilft über die heisstrockene Zeit, wo eine Steigerung der Temperatur durch lehhafte Bewegung Gefahr bringt; er ist

bekannt ... bei den eigenartigen Insektenfressern *Centetes* und *Ericulus* und einigen Halbaffen *(Chirogale, Microcebus)* in Madagaskar. Sogar in unseren Breiten stellen einige Säugetiere, wie der Siebenschläfer und das Murmeltier, in der heissesten Zeit ihre Tätigkeit ein und halten einen kurzen Sommerschlaf" (S. 229). Man gewinnt daraus die Vorstellung, dass die Sommerschläfer unter dem Einfluss der Hitze in Lethargie fallen, ebenso wie der Winterschlaf unter dem Einfluss der Kälte eintritt.

Betrachtet man die in der Literatur angeführten Sommerschläfer, so kann man drei verschiedene Gruppen unterscheiden. Die erste betrifft einige zum Teil schon von Hesse genannten Vertreter unserer klassischen Winterschläfer, nämlich Ziesel, Murmeltier, Siebenschläfer und Haselmaus. Die Angaben, dass diese Tiere im Sommer in eine Lethargie gefallen seien, gehen auf ältere Autoren zurück und beziehen sich wohl ausschliesslich auf Gefangenschaftstiere, bei denen der normale Jahreszyklus gestört gewesen sein dürfte. Wie ausserdem Kayser (1940) schon betont, waren es dann nicht etwa hohe, sondern relativ niedrige Temperaturen, bei denen Lethargie eintrat. Bei Berücksichtigung der in Tab. 1 angeführten kritischen Temperaturstufen kommen wir zu der Überzeugung, dass es sich um eine zur unrechten Zeit aufgetretene Winterschlaferscheinung gehandelt haben dürfte.

Die zweite Gruppe umfasst die als „Sommerschläfer" bekannten madagassischen Säugetiere, und zwar *Centetes*, *Hemicentetes*, *Microcebus*, *Cheirogaleus* und *Altililemur*. Barkow hat sich schon 1846 kritisch mit dem „Sommerschlaf" von *Centetes* beschäftigt und weist darauf hin, dass die Zeit seiner Lethargie, nämlich die Monate Juni bis September, auf der Südhalbkugel unserem Winter entspricht. In Westmadagaskar herrscht dann Trockenzeit mit zum Teil relativ kühlen Temperaturen. Rand grub lethargische Borstenigel aus ihren sehr tiefen Erdhöhlen aus; die Tiere hatten sich also an die relativ kühlsten Orte zurückgezogen. Weidholz stellte bei gefangen gehaltenen Vertretern von *Microcebus* fest, dass sie lethargisch wurden, wenn die Raumtemperatur verhältnismässig kühl war. Also auch diese Vertreter schlafen offensichtlich nicht bei Hitze, sondern bei relativ niedrigen Umgebungstemperaturen ein.

Zur dritten Gruppe der sogenannten Sommerschläfer gehören einige Zieselarten in den trockenen Steppengebieten Südrusslands

und Nordamerikas. Nach den Beobachtungen von KASHKAROW u. LEIN und von JOHNSON, WADE und SHAW haben die Ziesel in diesen Gegenden nur eine kurze Aktivitätsperiode im Frühjahr, die mit dem Fortpflanzungsgeschäft ausgefüllt ist. Wenn dann im Juni/Juli die Zeit der Dürre kommt und die Vegetation vertrocknet, ziehen sich die Tiere in ihre tiefen Baue zurück und fallen in Lethargie. Es kommt vor, dass sie dann bis zum nächsten Frühjahr — mit kurzen Unterbrechungen — durchschlafen. KALABUCHOW konnte an gefangenen Tieren zeigen, dass sie im Sommer (bei Verabfolgung von trockener Nahrung) nur in Lethargie fallen, wenn die Umgebungstemperatur 22° und darunter beträgt. Ferner mass er in den Bauen der Tiere im Freien niemals Temperaturen über 22°. Diese Höhe der Umgebungstemperatur entspricht aber ungefähr der kritischen Temperaturstufe für den Eintritt der winterlichen Lethargie beim Ziesel. Es verhält sich bei den Vertretern der dritten Gruppe demnach offenbar so, dass die Tiere beim Eintritt ungünstiger Lebensbedingungen im Sommer (Verdorren der Vegetation) die relativ kühlsten Orte, nämlich ihre tiefen Erdbaue, aufsuchen, wo sie Umgebungstemperaturen finden, bei denen Lethargie eintreten kann. Wir kommen daher zu der Überzeugung, dass der vermeintliche Sommerschlaf, physiologisch gesehen, keine besondere Erscheinung darstellt, sondern sich ohne weiteres in die bekannten Erscheinungen des Winterschlafes einreihen lässt.

Bei dem nun folgenden kurzen Überblick über die Winterschläfer unter den Säugetieren füge ich, soweit möglich, einige Angaben über die Körpertemperaturen, insbesondere über die Höhe und Schwankungsbreite der Wachtemperatur an, um gemeinsame Merkmale herauszustellen.

Unter den Monotremen ist *Tachyglossus (Echidna)* Winterschläfer, der in Südaustralien und Tasmanien in den Monaten Juni bis September lethargische Erscheinungen zeigt. WARDLAW stellte als tiefsten Wert eine Körperwärme von 8,9° bei etwa gleichtiefer Umgebungstemperatur fest. Seit langem ist bekannt, dass der Schnabeligel sich durch niedrige Durschschnittswerte seiner Körpertemperatur auszeichnet (30—33°) und bei extremen Umgebungstemperaturen eine Schwankungsbreite von 27,6 bis 40° zeigen kann.

Von den Marsupialiern ist Winterschlaf mit Sicherheit bei *Dromicia nana* beobachtet worden; ferner ist er anzunehmen bei

Eudromicia und *Acrobates* als weitere Vertreter der *Phalangeridae* und bei der zu den *Dasyuridae* gehörenden Gattung *Sminthopsis*. Von den neuweltlichen *Didelphidae* liegen wohl keine direkten Winterschlafbeobachtungen aus freier Natur vor, doch konnte z. B. Krieg (nach brieflicher Mitteilung) bei gefangen gehaltenen Vertretern von *Metachirus* ausgesprochene Lethargieerscheinungen bei niedrigen Temperaturen feststellen, was auf die Fähigkeit zu einem fakultativen Winterschlaf hinweist. Ferner nimmt Krieg mit Sicherheit Winterschlaf bei den bis weit nach Patagonien vorkommenden Angehörigen der Gattung *Marmosa* an. Bekannt ist. dass sich viele Beuteltiere durch verhältnismässig primitive Wärmeregulation auszeichnen.

Die Insektivoren stellen Winterschläfer in der schon erwähnten Familie der madagassischen *Centetidae* und ferner der *Erinaceidae*. Der bekannteste Vertreter der letztgenannten ist *Erinaceus europaeus*, der sich durch niedrige Werte der Wachtemperatur auszeichnet (Schwankungsbreite nach Herter 33,5—36,5; nach Gröbbels 31,1—36,7). *Hemiechinus* hat nach eigenen Beobachtungen eine Durchschnittstemperatur von 34—35° und eine Schwankungsbreite von 33,3—36,4°. Auch der in wärmeren Gebieten lebende *Paraechinus aethiopicus* fällt nach meinen Feststellungen (1952) bei kühler Umgebungstemperatur leicht in eine Lethargie (z. B. mit Körpertemperaturen von 12°); die Schwankungsbreite der Wachtemperatur beträgt 31,2—36,2°. Man darf bei ihm die Fähigkeit zu einem fakultativen Winterschlaf annehmen.

Von den Chiropteren dürften alle Vertreter in den gemässigten Zonen Winterschläfer sein. Bei manchen tropischen Arten kann man unter entsprechenden Bedingungen fakultativen Winterschlaf erwarten. Auf den auffallend primitiven Wärmehaushalt wurde bereits hingewiesen.

Von den Prosimiern kommen die madagassischen Lemuren *Microcebus*, *Cheirogaleus* und *Altililemur* als Winterschläfer in Betracht. Über Körpertemperaturen liegen keine näheren Angaben bei diesen Vertretern vor, doch konnte ich beim Potto, einem Vertreter des tropischen Afrika, eine sehr niedrige Wachtemperatur (32,2—35,2°) feststellen.

In der Ordnung *Xenarthra* könnten Winterschläfer bei Vertretern der Gürteltiere vorkommen. Krieg (1940) nimmt dies mit Sicherheit bei *Zaedius* an, der noch im südlichen Südamerika lebt,

ohne dass jedoch direkte Beobachtungen aus freier Natur vorlägen. Eigene Untersuchungen (1932) an einigen Gürteltierarten liessen primitive wärmeregulatorische Einrichtungen erkennen. So hat z. B. *Tolypeutes conurus* eine durchschnittliche Wachtemperatur von nur 32° und eine Schwankungsbreite der Körpertemperatur von 13° bei einer Schwankung der Umgebungstemperatur von 6—42°.

Bei den Rodentiern sind die Winterschläfer innerhalb der Unterordnungen sowohl wie auch innerhalb der Familien sehr ungleichmässig verteilt. Unter den Sciuriden halten *Marmota*, *Citellus*, *Tamias* und *Eutamias* Winterschlaf (Schwankungsbreite der Wachtemperatur z. B. bei *Citellus tridecemlineatus* 32—41°), unter den Cricetiden *Cricetus* (Schwankungsbreite der Wachtemperatur 33—36,5°) und *Mesocricetus*, dagegen bemerkenswerterweise nicht *Cricetulus* und *Phodopus*. Unter den Dipodiden sind die Vertreter der Hüpfmäuse *(Zapodinae)* und der Streifenmäuse *(Sicistinae)* als Winterschläfer bekannt, ebenso dürften die meisten Angehörigen der Springmäuse *(Dipodinae)* in den gemässigten Breiten zu ihnen zu rechnen seien. Auch von dem in Nordafrika lebenden *Jaculus jaculus* ist bei kühler Witterung ein Lethargiezustand beobachtet worden, so dass wir bei ihm vielleicht von fakultativem Winterschlaf sprechen können. Angaben über die Höhe der Wachtemperatur liegen nicht vor, doch gibt von Rokitansky Tagesschlaflethargie für *Sicista subtilis* an, was für primitiven Wärmehaushalt sprechen dürfte. Schliesslich halten die Angehörigen der Gliriden in den gemässigten Zonen Winterschlaf. Cuvier (nach Heck) gibt sogar an, dass der im tropischen Afrika lebende *Graphiurus murinus* in Gefangenschaft Winterschlaferscheinungen gezeigt habe.

Überblicken wir die genannten Winterschläfer, so sehen wir, dass es sich ausschliesslich um sogenannte niedere Säugetiere handelt und um Vertreter, die auf Grund ihrer unvollkommenen wärmeregulatorischen Fähigkeiten als niedere Warmblüter anzusehen sind. Sie zeichnen sich aus durch niedrige Durchschnittswerte ihrer Wachtemperatur (meist unter 36°) und durch eine relativ hohe Schwankungsbreite derselben, und zwar in Abhängigkeit teils vom Tagesrhythmus, teils von der Höhe der Umgebungstemperatur. Offenbar ist also labile Wachtemperatur zusammen mit der erwähnten physiologischen Eurythermie die Voraussetzung für das Vorkommen von Winterschlaf. Es ist

bezeichnend, dass für keinen Vertreter der höheren Warmblüter bisher Winterschlaf nachgewiesen werden konnte, wobei wir als sicherstes Kriterium das Absinken der Körpertemperatur ansehen müssen. Auch die oft besonders in älterer Zeit als Winterschläfer genannten Vertreter der Carnivoren, wie z. B. *Ursus*, *Procyon*, *Meles*, *Taxidea*, *Mephitis*, werden nicht lethargisch.

Es gibt jedoch für diese und eine ganze Reihe anderer Säugetierarten, die durch die kalte Jahreszeit in ihrer normalen Lebensführung beeinträchtigt sind, noch eine andere Form der Überwinterung, nämlich die der „Winterruhe". Sie ist dadurch gekennzeichnet, dass sich die betreffenden Tiere bei ungünstiger Witterung in ihren Bau oder ihr Versteck zurückziehen und in einen tiefen Schlafzustand versinken, der jedoch dem normalen Ruheschlaf entspricht. Die Dauer der Inaktivität ist sehr verschieden lang, und es gibt alle Übergänge von Kurzschläfern (z. B. Eichhörnchen), deren Ruheperioden allenfalls einige Tage betragen, bis zu Langschläfern, die mitunter wochen- und monatelang nicht zum Vorschein kommen. Bei ihnen werden reichliche Fettdepots im Körper angesammelt, so dass sie die Zeit ohne Nahrungsaufnahme überstehen können. Nach Howard blieb z. B. ein Baribal drei Monate in seinem Schlafraum, ohne zu fressen. Ausser der durch das Hungern bedingten Umstellung des Stoffwechsels glaubt Neseni beim Waschbären eine Hypertrophie der Langerhans'schen Inseln feststellen zu können. Diese Beobachtung könnte dafür sprechen, dass auch Tiere, die Winterruhe halten, besondere physiologische Veränderungen durchmachen, eine Erscheinung, die die Winterruhe als eine besondere Überwinterungsform noch besonders charakterisieren würde. Wir können wohl annehmen, dass für höhere Warmblüter die Winterruhe die einzig mögliche Form der Überwinterung ist.

Die im älteren Schrifttum angenommene, bisher aber von der Wissenschaft abgelehnte Möglichkeit eines Winterschlafes bei Vögeln wurde seit den letzten zwei Jahrzehnten durch neue Beobachtungen wieder zur Diskussion gestellt. Es begann mit der an sich nicht neuen Feststellung, dass Schwalben, die während des Zuges von Schlechtwetterperioden überrascht werden, sich in grossen Mengen in und an ihren Nestern oder in Mauerlöchern und unter Dächern zusammenballen und hier in einem tiefen Schlaf-

zustand verharren. Leider liegen keine Messungen der Körpertemperatur vor, so dass wir nicht wissen, ob ein wesentliches Abfallen der Körperwärme eintritt, oder ob diese nur, wie auch im Ruheschlaf, bis zur unteren Grenze der Wachtemperatur absinkt. Dieser durch Bewegungslosigkeit und tiefen Schlaf gekennzeichnete Zustand ermöglicht den Tieren ein kurzfristiges Überstehen von nahrungsarmen Zeiten. Ähnliche Beobachtungen liegen auch für Mauer- und Alpensegler vor. Darüber hinaus konnte z. B. Koskimies zeigen, dass Mauersegler längere Zeit zu hungern vermögen, alte Tiere über 4 Tage, junge (ca. 4—5 Wochen alte) sogar über 9 Tage. Bei ihnen kann es dann zu einer vorübergehenden Hypothermie (Absinken der Körpertemperatur bis auf 25°) und Lethargie kommen, aus der sie selbständig wieder erwachen. Ferner sind von Kolibris Lethargiezustände bei eintretender Kälte beobachtet worden. Krieg fand in Chile einen kälteerstarrten Kolibri, der dann im warmen Zimmer wieder zu sich kam. Die Versuche von Huxley, Webb u. Best ergaben, dass Kolibris bei niedriger Umgebungstemperatur, verbunden mit Nahrungsmangel, in eine Kältelethargie versinken können, aus der sie je nach deren Tiefe erst nach 15 bis 30 Minuten wieder erwachen. Hier zeigen sich schon Parallelen zu dem fakultativen Winterschlaf bei Säugern.

Höchst überraschend waren schliesslich die Beobachtungen Jägers an der nordamerikanischen Nachtschwalbe *Phalaenoptilus nuttallii*, die er in den Wintern 1946, 1947 und 1948 im Chuckawalla-Gebirge in der Koloradowüste machen konnte. In einer bestimmten Felsnische fand er in den drei Wintern einen Vertreter dieser Art (wobei es sich wenigstens in den beiden letzten Wintern mit Sicherheit um den gleichen Vogel handelte) in einer tiefen Lethargie. Es wurde eine Körpertemperatur von 17,5° bei einer etwa gleichtiefen Umgebungstemperatur festgestellt. Wir können demnach nicht umhin, diesen Überwinterungszustand, der nach Jägers Feststellungen im Durchschnitt 85 Tage anhält, als echte Winterschlaferscheinung zu bezeichnen.

Das, was uns die Beobachtung der Temperaturverhältnisse zeigt, ist die Erkenntnis, dass es die verschiedensten Überwinterungsformen bei Tieren gibt. Die Wissenschaft ist zunächst bemüht, die beobachteten Erscheinungen in ein gewisses Schema zu bringen. Dies ist durchaus richtig, und wir werden auch jetzt daran festhalten, dass wir Winterstarre, Winterschlaf und Winterruhe zu unter-

scheiden haben. Die Erfahrung lehrt dann bei genauerem Vergleich der einzelnen Arten, dass wir mannigfache Variationen und Übergänge finden: Wir kennen die Erscheinung der Winterruhe, die durch tiefen Ruheschlaf charakterisiert ist, und es ist anzunehmen, dass die Körpertemperatur nur bis auf die untere Grenze der Wachtemperatur, jedenfalls nicht unter die Bewusstseinsschwelle absinkt. Wir können hierbei „Kurzschläfer" und „Langschläfer" unterscheiden. Wir haben ferner die Erscheinung der kurzfristigen Hypothermie (z. B. bei manchen Vögeln), wobei es dann schon zu einer Lethargie kommen kann. Weiterhin gibt es den fakultativen Winterschlaf und schliesslich den obligatorischen oder eigentlichen Winterschlaf, und auch bei ihm können wir, worauf hier nicht im besonderen eingegangen wurde, „Kurzwinterschläfer" und „Langwinterschläfer" unterscheiden. Wenn wir endlich die Fledermäuse betrachten, so bemerken wir einerseits eine gewisse Annäherung an die Poikilothermen mit ihrer Winterstarre, andererseits beobachten wir bei ihnen eine enge Verbindung von Tagesschlaflethargie und Winterschlaflethargie, die beide nur quantitative Unterschiede zeigen. Wir sehen also, dass sich die Natur sehr wenig an ein bestimmtes Schema hält.

Diese Gedankengänge bringen uns zu der gut begründeten Vorstellung von einer näheren Beziehung zwischen Schlaf und Winterschlaf. Diese Annahme ist nicht neu, sondern wurde schon von Hess und seinen Schülern vertreten. Beide Erscheinungen werden von der regulatorischen Tätigkeit des vegetativen Nervensystems beherrscht, deren übergeordnete Zentrale im Zwischenhirn liegt. Ich will auf diese Dinge hier nicht näher eingehen. Es bleibt die Frage, welche Faktoren die Umschaltung der wärmeregulatorischen Zentrale im Zwischenhirn bewirken. Hier muss die weitere Forschung einsetzen, um neue Erkenntnisse für die Lösung des Winterschlafproblems zu finden.

SCHRIFTENVERZEICHNIS

1846. Barkow, L. *Der Winterschlaf nach seinen Erscheinungen im Tierreich*, Berlin.

1934. Burbank, R. C. and Young, J. Z. *Temperature changes and winter sleep of Bats.* J. Physiol. London, 82, S. 459-467.

1932 *a*. Eisentraut, M. *Biologische Studien im bolivianischen Chaco. IV. Die Wärmeregulation beim Kugelgürteltier (Tolypeutes conorus Js. Geoff.).* Z. vergl. Physiol. 18, S. 174-185.

1932 *b*. —— *Biologische Notizen über heimische Fledermäuse, insbesondere aus der Umgebung Berlins.* Sitzber. Ges. naturf. Freunde Berlin, S. 193-206.

1934. —— *Der Winterschlaf der Fledermäuse mit besonderer Berücksichtigung der Wärmeregulation.* Z. Morph. Ökol. 29, S. 231-267.

1940. —— *Vom Wärmehaushalt tropischer Chiropteren.* Biol. Zentralbl. 60. S. 199-209.

1952. —— *Contribution à l'étude biologique de Paraechinus aethiopicus Ehrenb.*, Mammalia, 16, S. 232-252.

1832. Hall, M. *On Hybernation.* Phil. Trans. Royal Soc. London, S. 335-360.

1909. Hari, R. *Beitrag zur Kenntnis der chemischen Wärmeregulation der Säugetiere.* Arch. Phys. 130, S. 90-111.

1914. Heck, L. *Die Säugetiere*, in: Brehms Tierleben, 4. Aufl., Leipzig-Wien.

1938. Herter, K. *Die Biologie der Europäischen Igel.* Monogr. d. Wildsäugetiere V. Leipzig.

1939. Hess, W. R. *Beziehungen zwischen Winterschlaf und Aussen-. temperatur beim Siebenschläfer.* Z. vergl. Phys. 26, S. 529-536.

1935/1943. Hesse, R. und Doflein, F. *Tierbau und Tierleben.* 2. Band 2. Aufl. Jena.

1881. Horvath, A. *Einfluss verschiedener Temperaturen auf die Winterschläfer.* Verh. phys. med. Ges. Würzburg, 15. S. 187-219.

1935. Howard, W. J. *Notes on the hibernation of a captive Black Bear.* J. Mamm. 16, S. 321.

1939. Huxley, J. S., Webb, C. S. and Best, A. F. *Temporary Poikilothermy in birds.* Nature 143, S. 683.

1949. Jaeger, E. C. *Further observations on the hibernation of the poor-will.* The Condor 51, S. 105-109.

1931. Johnson, G. E. *Hibernation in mammals.* Quart. Rev. Biology. Baltimore, 6, S. 437-461.

1929. Kalabouchow, N. J. *Aestivation of the ground squirrel.* Transact. Lab. Exp. Biol. Zoopark Moscow, 5, S. 163-176.

1927. Kashkarow, D. and Lein, L. *The yellow ground squirrel of Turkestan, Cynomys fulvus oxianus Thomas.* Ecology, 8, S. 63-72.

1940. Kayser, Ch. *Les échanges respiratoires des hibernants.* Lons-le-Saunier.

1950 *a*. —— *La léthargie hibernale des mammifères et le mécanisme de sa genèse.* Mammalia 14, S. 105-125.

1950 *b*. —— *Les échanges respiratoires de la grenouille (R. esculenta) et du spermophile (Citellus citellus) entre 0° et 10° C.* C. r. Soc. Biol. 144, S. 1697-1699.

1899. Koeninck, A. *Versuche und Beobachtungen an Fledermäusen.* Arch. Anat. u. Physiol., S. 389.
1948. Koskimies, J. *On temperature regulation and metabolism in the swift, Micropus a. apus L., during fosting.* Experientia 4, S. 274-276.
1940. Krieg, H. *Als Zoologe in Steppen und Wäldern Patagoniens.* München/Berlin.
1952. —— *Der kältestarre Kolibri.* Naturw. Rdsch., 5, S. 25-26.
1904. Merzbacher, L. *Allgemeine Physiologie des Winterschlafes.* Ergeb. Physiol. 3, S. 214.
1952. Neseni, R. *Winterruhe oder Winterschlaf des Waschbären* Z. Säugetierk., 18. S. 81-109.
1925. Rand, A. L. *On the habits of some Madagascar Mammals.* J. Mammal. 16, S. 89-104.
1952. Rokitansky, G. v. *Gefangenschaftsbeobachtungen an der Streifenmaus (Sicista subtilis Pallas).* Bonner Zool. Beitr. 3, S. 1-9.
1928. Shaw, W. T. *Duration of the aestivation and hibernation of the Columbian ground squirrel (Citellus columbianus) and sex relation to the same.* Ecology, 6, S. 75-81.
1952. Suomalainen, P. und Petri, Elise. *Histophysiology of the Pancreas in the hibernating Hedgehog.* Experientia 8, 1952, p. 435.
1930. Wade, O. *The behavior of certain spermophils with special reference to aestivation and hibernation.* J. Mamm., 11, S. 160-188.
1915. Wardlaw, H. S. H. *The temperature of Echidna aculeata.* Proc. Linn. Soc. New S. Wales, 40, S. 231-258.
1932. Weidholz, A. *Bemerkungen zum Sommerschlaf der Zwerglemuren.* Zool. Garten, 5, S. 282-285.

N° 8. **E. Fauré-Fremiet,** professeur au Collège de France, Paris. — L'hypothèse de la sénescence et les cycles de réorganisation nucléaire chez les Ciliés.

I. Caractères morphologiques et physiologiques des Ciliés

Les Ciliés *(Euciliata)* seront considérés ici au sens strict, c'est-à-dire à l'exclusion des Opalinides qui ont conservé la marque des Flagellés dont ces deux groupes dérivent probablement (voir Fauré-Fremiet 1950 et 1952).